

Larvas de moluscos bivalvos en el Río Uruguay.
Estudios preliminares del ciclo larval del bivalvo invasor
Limnoperna fortunei (Mytilidae).

Irurueta, M.; M. C. Damborenea & G. Darrigran

Grupo de Investigación en Moluscos Invasores/Plagas. División Zoología Invertebrados. Facultad
Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

E-mail: invasion@way.com.ar ; invasion@museo.fcnym.unlp.edu.ar

Introducción

La invasión de *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) o mejillón dorado en la Cuenca del Plata en 1991, provoca severos impactos tanto en el ambiente natural, como en el humano (Darrigran & Pastorino, 1995). Esta especie modifica la composición de la fauna bentónica en general, desplaza y provoca la muerte de especies nativas de bivalvos dulciacuícolas (náyades), altera la composición y abundancia del plancton de los ambientes en que habita causando clarificación de las aguas y modifica la dieta de los peces y otros organismos que puedan actuar como sus depredadores. Asimismo, ocasiona un importante impacto económico al ingresar y asentarse en tuberías de tomas de agua de refrigeración de industrias, plantas purificadoras, centrales hidroeléctricas, sistemas contra incendio, etc. (Darrigran *et al*, 2000).

Una suma de características han permitido al mejillón dorado asentarse en la Cuenca del Plata y dispersarse en forma rápida en los diferentes cuerpos de agua vinculados a la misma. Entre estas características cabe mencionar su alta capacidad reproductiva / adaptativa, no encontradas en los bivalvos nativos de la Cuenca del Plata. Entre estas características, se destacan la liberación y fecundación de gametas en el medio y desarrollo indirecto con estadios larvales planctónicos de varios días de duración (Darrigran & Ezcurra de Drago, 2000).

El mejillón dorado, ha recorrido en 10 años, a razón de 240 km/año. Desde 1995, ha invadido el Río de la Plata y los ríos Paraná y Paraguay. El ingreso del mejillón dorado al Río Uruguay es reciente, entre fines de 1999 y principios de 2000 (Darrigran & Ezcurra de Drago, 2000). El impacto ocurrido en otros ríos de la Cuenca del Plata por el asentamiento de esta especie, permite predecir potenciales impactos que la misma provocará en esta subcuenca.

Los objetivos de la presente contribución son: conocer los distintos estados larvales de los bivalvos de agua dulce de la región y conocer la biología larvaria de *L. fortunei* desde su introducción temprana en el Río Uruguay a fin optimizar las estrategias de prevención y control en la Región.

Patrones de desarrollo larval en bivalvos

Entre los bivalvia es frecuente el tipo de desarrollo original de los moluscos con larvas pelágicas primarias y adultos bentónicos (Jagersten, 1972). Las divisiones sucesivas del huevo o *cigota*, originan un primer estadio larval, denominada *trocófora*. Este estadio es de variada duración. La trocófora se desarrolla en una larva *veliger* (con presencia de velo y conchilla). El "velo" (proyección ciliada cuya función fundamental es la locomoción) es una adaptación a la vida pelágica, durante la cual también se desarrolla el manto y el pie (características de la fase adulta). Durante el estado de veliger se reconocen (Claudi & Mackie, 1994):

- 1.- la larva D con valvas de charnela recta y velo desarrollado,
- 2.- la veliconcha o veliger propiamente dicha, en la que el umbo comienza a desarrollarse (ambas formas, 1 y 2, son planctónicas).
- 3.- la pediveliger, donde finaliza la etapa nadadora.

La pediveliger presenta una valva redondeada, velo, pie conspicuo y dos o tres filamentos branquiales primarios. Esta tiene un comportamiento exploratorio del sustrato y puede postergar su desarrollo hasta encontrar el adecuado para la fijación (Sastry, 1979).

Este tipo original de ciclo de vida presenta numerosas variantes de acuerdo a las diferentes estrategias. Así se reconocen tres tipos de desarrollo entre los bivalvia, tanto desde el aspecto ecológico como morfológico:

- 1.- El **desarrollo larval planctotrófico**, el más frecuente entre las especies de bivalvos marinos, en el que los huevos son de pequeño tamaño y la duración del desarrollo larval puede alcanzar hasta tres meses durante los cuales las larvas se alimentan invariablemente de plancton.
- 2.- Con **desarrollo larval lecitotrófico** las larvas alcanzan su metamorfosis utilizando los nutrientes del huevo. El período pelágico lleva de unas pocas horas a pocos días y es característico de especies de bivalvos marinos, profundos (Little, 1998). Estos dos tipos de desarrollo involucran ciclos vitales pelágico-bentónico.
- 3.- Con **desarrollo directo**, sin estadios larvales pelágicos libres y frecuentemente acompañado con incubación larvaria. Este tipo de desarrollo involucra ciclos de vida holobentónicos donde el desarrollo embrionario es seguido por el estado juvenil bentónico.

Ciclo de vida de bivalvos nativos y del bivalvo invasor *Corbicula fluminea* en la Cuenca del Plata

Entre las almejas nativas en la Cuenca del Plata en general y de la sub-cuenca del río Uruguay en particular, se reconocen dos grupos:

- 1.- Las "náyades" (Mycetopodidae e Hyriidae);
- 2.- las especies pertenecientes a las familias Sphaeriidae y Corbiculidae de menor tamaño y representatividad (Fig.1). A esta última familia pertenecen también las almejas asiáticas (*Corbicula fluminea* (Muller, 1774) y *Corbicula largillierti* (Philippi, 1844)) introducidas en la Cuenca del Plata alrededor de 1979 (Ituarte, 1981).

Las náyades presentan, en general, la particularidad del empleo de peces para su desarrollo y dispersión mediante larvas parásitas. Durante la embriogénesis se desarrolla una larva gloquidio, en Hyriidae, o lasidio, en Mycetopodidae (Fig.2) que inmediatamente luego de eclosionar, esta en condiciones de parasitar un pez. Esta adaptación parece responder a una forma de dispersión espacial,

en especial río arriba (Bonetto y Tassara, 1987). Tanto la lasidio como la gloquidio son larvas altamente modificadas. Asimismo, ciertas lasidio (Fig.1), sufren transformaciones y derivan en un tercer tipo larvario denominado *haustoria* (Wächtler, *et al.*, 2001). En general, las lasidio son pequeñas (alcanzando las 85 μm de extensión) cubiertas dorsalmente por una única concha no calcárea. Presenta dos lóbulos ciliados anteriores y dos lóbulos menores posteriores, con finos ganchos y un poderoso órgano adhesivo. Una vez que la larva es liberada de la branquia del progenitor y entra en contacto con el pez, se adhiere a este, preferentemente en aletas y escamas. Al perder el órgano de fijación, la valva se alarga y los movimientos desarrollados durante la fijación provocan que esta se pliegue en su línea media dorsal y las partes laterales de esta crecen hasta fusionarse en su porción ventral y encerrar completamente a la larva. La larva, así encerrada continúa con su proceso de organogénesis hasta alcanzar el estadio juvenil (aproximadamente luego de 16 a 20 días) momento en que se desprende del hospedador abriendo la cubierta en su línea media y rompiendo el quiste que lo envuelve. La joven almeja, de conformación bastante característica, con concha no calcificada continúa su desarrollo bentónico (Bonetto y Ezcurra, 1962) (Fig.2).

Por su parte, las larvas gloquidio son triangulares o esféricas de 80 a 350 μm . Están cubiertas por dos valvas levemente calcificadas, unidas por una charnela recta y frecuentemente armadas con ganchos. Además se reconocen un fuerte músculo aductor, pelos sensoriales (en diferente número y forma) y en algunos casos filamentos larvarios. Estas estructuras funcionan como un sistema de anclaje al pez hospedador. Las larvas se fijan en las aletas, opérculo o epitelio branquial y son enquistadas por los tejidos de este. En el interior del quiste continúan su metamorfosis hasta transformarse en juveniles para luego liberarse al medio (Wächtler, *et al.*, 2001) (Fig.2).

Estos tipos de larvas parásitas, provocan daños en los peces hospedadores, causando daños considerables a nivel corporal y un impacto económico considerable, por ejemplo, en la piscicultura de interés comercial. En Costa Rica, un caso particular sucede entre la lasidium de una especie de "nayade" y un pez del género *Tilapia* (Carlos Alvarado Ruiz, *com.pers.*). Cabe destacar que una especie del género *Tilapia*, fue recientemente introducida en el Río Uruguay.

Entre las especies nativas del segundo grupo de bivalvos (Sphaeriidae y Corbiculidae) se observa incubación branquial de larvas (Fig. 3), hasta un estado avanzado de las mismas o hasta el estado juvenil y consecuente desarrollo directo. Cuando los juveniles abandonan el organismo paterno son en un todo semejantes al adulto.

Las géneros registradas en América pertenecientes a la familia Corbiculidae, *Neocorbicula* sp. (nativas) y *Corbicula* sp. (introducidas), son hermafroditas simultáneos. En estos existen notables diferencias en el proceso de incubación branquial. Entre los representantes del género *Neocorbicula* sp. la branquia se modifica, se produce proliferación celular de la unión interlamelar de la hemibranchia interna creando cámaras de incubación. Cada una de estas cámaras contiene un único embrión o larva,

retenido por un período largo y liberado como un juvenil completamente desarrollado, pudiendo coexistir dos o tres generaciones diferentes de embriones en cada hemibranchia. En los representantes introducidos del género *Corbicula* la estructura de las hemibranchias internas no se modifica y contiene un gran número de embriones [>10.000 en *C. largillierti* (Ituarte, 1984)], el período de incubación es breve y las larvas son liberadas en estado de veliger tardío o de pediveliger y todos los embriones hallados en un individuo grávido tienen el mismo grado de desarrollo (Ituarte, 1994).

Ciclo de vida del mejillón dorado (*Limnoperna fortunei*)

Limnoperna fortunei al igual que los mejillones marinos, pertenece a la familia Mytilidae. Su ciclo de vida es pelágico-bentónico con desarrollo de estadios larvales planctotróficos de diferente duración. Esta estrategia no es común al compararla con la descrita anteriormente para las almejas de la Cuenca del Plata en particular y de agua dulce en general (Haag & Garton, 1992).

En América, el ciclo de vida del mejillón dorado se conoce sólo parcialmente y fue estudiado para un clima templado (Darrigran *et al.*, 1999; Cataldo & Boltovskoy, 2000) Las evacuaciones comienzan a principios de la primavera, las que, en forma alternada se continúan hasta el otoño (Darrigran *et al.*, 1999). La densidad de larvas declina drásticamente en el plancton del Río de la Plata y Río Paraná de las Palmas sólo durante tres meses al año (Cataldo y Boltovskoy, 2000). El estadio de larva D se produce entre 10 y 24 horas después de la fertilización y se extiende por un período medio de 7 días, en el cual alcanza un tamaño de 80-146 μm aproximadamente. Luego de 7-10 días de la fecundación se transforma en veliconcha (entre 90-237 μm) y posteriormente en pediveliger o umbonada que supera los 256 μm (Choi & Shin, 1985). Los mecanismos involucrados en la liberación de gametas, el tiempo necesario para completar el desarrollo y el éxito del mismo no son bien conocidos para los bivalvos en general. Estos están influenciados por numerosos factores ambientales, entre ellos la temperatura, fotoperíodo y salinidad. Aparentemente una combinación de factores físicos y biológicos desencadenan la liberación de gametas y existen variaciones geográficas vinculadas a disponibilidad de fitoplancton, temperatura, patrones de corrientes y otras variables limnológicas, las cuales provocan variaciones locales (Haag & Garton, 1992).

El mejillón dorado presenta semejanzas anatómicas y morfológicas con el mejillón cebra o *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (Dreissenidae) que invadió a Europa y América del Norte en la década del '80, provocando severos impactos en el ambiente natural y en el humano (Nalepa & Schloesser, 1993). El desarrollo larvario es semejante para ambas especies. A pesar de los escasos estudios existentes del desarrollo larvario del mejillón dorado, la diferencia entre ambas especies radica en que las larvas de *D. polymorpha* permanecen en el plancton por un período mayor (entre 5 días y 5 semanas según los factores externos) (Levinton, 1994).

Este tipo de desarrollo larvario favoreció la dispersión de *D. polymorpha* y *L. fortunei* desde sus áreas de origen, a través del agua de lastre de los buques transoceánicos. Las larvas de ambas especies soportaron el transporte y al ser descargadas en áreas con condiciones adecuadas, completaron su desarrollo (Nalepa & Schloesser, 1993; Darrigran, 1997; Zampatti & Darrigran, 2001).

La dispersión de las especies invasoras puede realizarse a través de diferentes mecanismos. Sin embargo, tanto en el caso de *L. fortunei* como fundamentalmente en el de *D. polymorpha*, las larvas de desarrollo planctónico constituye esta la vía natural de dispersión. En el caso de *D. polymorpha* en América del Norte, la dispersión se realizó desde el Lago St. Claire, donde fue hallada por primera vez en 1988 (Garton & Haag, 1993), aguas abajo y se considera que si bien han intervenido otros mecanismos como antropocoria (debido a deportes náuticos, pesca, etc.) o otras vías naturales (como la de elementos flotantes o por aves), la causa principal de la rápida dispersión fue debido a la presencia de este tipo de ciclo de vida (Mackie & Schoesser, 1996). Por su parte la dispersión de *L. fortunei* en la Cuenca del Plata se realizó de forma diferente. Esta especie fue hallada por primera vez en el Balneario Bagliardi (Berisso, Buenos Aires) en la costa del Río de la Plata (Pastorino *et al.*, 1993). Desde esta localidad comenzó una rápida colonización aguas arriba, en un principio a lo largo del río Paraná y Paraguay y posteriormente, casi 10 años después, a través del río Uruguay. Esta rápida dispersión a contra corriente en la Cuenca del Plata se debe fundamentalmente a la mayor navegabilidad de los ríos Paraná y Paraguay. A este factor debe sumarse la capacidad natural de dispersión de la especie y aquella vinculada a los deportes náuticos entre otros.

Las larvas planctónicas, además de constituir el mecanismo de dispersión natural de la especie en y entre cuerpos de agua naturales, son también el estado del ciclo de vida que invade las tomas de agua industriales, resultando (luego del asentarse y crecer) en la obstrucción total o parcial de los mismos, causando los subsecuentes problemas económicos (Darrigran & Darrigran, 2001).

Ciclo larval de *Limnoperna fortunei* en el río Uruguay

Actualmente se realizan estudios en el Balneario Las Cañas (33°09'34,3"S-58°21'30,3"W), río Uruguay para determinar el ciclo de vida, estimando la variación temporal de la densidad de los diferentes estadios larvales (Fig.4).

Los resultados preliminares, del breve período de muestreo contemplado (figuras 5 y 6) indican que la temperatura es uno de los principales factores implicados en el desarrollo de *L. fortunei*. Sin embargo, determinadas características físicas del agua, como la presencia de sólidos disueltos, también

afectan al ciclo de esta especie. El período abarco primavera-verano (escasa variación térmica: 22,5°C a 28,1 °C). En los muestreos realizados, la variación de la presencia y densidad de larvas se vincula a los valores de total de sólido disuelto (TDS). En general, se registraron todos los tipos de larvas consideradas (D, veliger y umbonada), a excepción del muestreo correspondiente al 22/02/02, donde la presencia únicamente de larva D, puede deberse a una potencial reciente fecundación. La variación del tipo y presencia de larvas es baja, siendo estadísticamente significativa su diferencia el 22/02/02, donde se registró la menor temperatura (22,5°C) y la mayor concentración de sólidos totales disueltos (TDS = 44,5 mg/l).

Agradecimientos

A la investigadora Inés Ezcurra de Dragro (INALI) por ceder el material fotográfico inédito de larvas de *Limnoperna fortunei*, al Ing. Carlos Fernández Antunes (CARU) y al Dr. Hugo Lopez (FCNyM, UNLP) por la ayuda brindada. Este trabajo es financiado parcialmente por la FCNyM (UNLP); Fundación Antorchas y Agencia de Promoción Científica de la Nación .

Bibliografía Consultada

- Bonetto A.A. y Ezcurra, I. 1962. Nota preliminar sobre el desarrollo del "Lasidium" de un Mutelido Americano. *Dirección General Recursos Naturales Ser.5: 1-4*. Santa Fe.
- Bonetto, A. A. y Tassara, M. 1987. Contribución al conocimiento limnológico de moluscos pelecipodos en la Cuenca del Plata, con particular referencia a sus relaciones tróficas. *Ecosur* 14/15 (25/26):17-54.
- Cataldo, D. & Boltovskoy, D. 2000. Yearly reproductive activity of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) as inferred from the occurrence of its larvae in the plankton of the lower Paraná river and the Río de la Plata estuary (Argentina). *Aquatic Ecology* 34: 307-317
- Choi, S.C. & Shin, C.N. 1985. Study on early development and larvae of *Limnoperna fortunei*. *Korean J. Malacol.* 1 (1): 5-12.
- Claudi R & Mackie G L 1994. *Practical Manual for Zebra Mussel Monitoring and Control*. CRC Press. Boca Raton FL. 227 pp.

- Darrigran, G. 1997. *Introduction of harmful aquatic organisms bivalves, River Plate. M.E.P.C., 40/10/1:*
117. International Maritime Organization (ed.).
- Darrigran, G. & Pastorino, G. 1995. The Recent Introduction of Asiatic Bivalve, *Limnoperna fortunei*
(Mytilidae) into South America. *The Veliger*, 38(2):183-187. California, EEUU.
- Darrigran, G. & Darrigran, J. 2000. El mejillón dorado: una obstinada especie invasora.
CienciaHoy. Buenos Aires
- Darrigran, G. y Ezcurra de Drago, I. 2000. Invasion of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857)
(Bivalvia: Mytilidae) in America. *Nautilus*, 2: 69-74
- Darrigran, G; Penchaszadeh, P & Damborenea, M.C. 1999. The life cycle of *Limnoperna fortunei*
(Dunker, 1857)(Bivalvia:Mytilidae) from a neotropical temperate locality. *Journal Shellfish
Research*, 18(2):361-365. USA.
- Darrigran, G.; Penchaszadeh, P. & Damborenea, C. 2000. An invasion tale: *Limnoperna fortunei*
(Dunker, 1857) (Mytilidae) in the Neotropics. R.Claudi (ed.) *Proceeding 10th International
Aquatic Nuisance Species and Zebra-Mussels Conference. 13 al 17 de febrero de 2000*. Toronto.
CANADA.
- Garton D. W. & Haag, W. R. 1993. Seasonal Reproductive Cycles and Settlement Patterns of
Dreissena polymorpha in western Lake Erie. In: Nalepa T F & Schoelessen D W (eds.) *Zebra
Mussels. Biology, impacts and control*. Lewis Publishers. Boca Raton. FL. 810pp
- Haag, W.R. & D.W. Garton. 1992. Synchronous spawning in a recent established population of the
zebra mussel, *Dreissena polymorpha*; in western Lake Erie, USA. *Hydrobiologia* 234:103-110.
- Ituarte, C. 1981. Primera noticia sobre la introducción de pelecípodos asiáticos en el área rioplatense.
Neotropica 27:79-82.
- Ituarte, C. 1984. El fenómeno de incubación branquial en *Neocorbicula limosa* (Maton, 1809)
(Mollusca Pelecypoda) en el Río de la Plata. *Revista Museo de La Plata, nueva serie*,
13(143):231-247.

- Ituarte, C. 1994. *Corbicula* and *Neocorbicula* (Bivalvia: Corbiculidae) in the Paraná, Uruguay and Río de La Plata Basins. *The Nautilus* 107(4):129-135.
- Jagersten, G. 1972. *Evolution of the metazoan life cycle*. Academic Press. London. 282pp.
- Levinton, J. 1994. The Zebra Mussel Invasion: a marine ecological perspective. *Proceedings of The Fourth International Zebra Mussel Conference*, Madison, Wisconsin, USA.
- Little, C. 1998. Molluscan Life Histories. Pp. 23-32. In: Beesley, P.L., Ross, G.J.B. & Wells, A. (eds.) *Mollusca: The Southern Synthesis. Fauna of Australia*. Vol.5. CSIRO Publishing: Melbourne Part A XVI 563 pp.
- Mackie, G. L. & Schloesser, D. W. 1996. Comparative biology of zebra mussels in Europe and North America: An overview. *American Zoologist*, 36: 244-258.
- Nalepa T F and Schoeesser D W Eds. 1993. Zebra Mussels. Biology, impacts and control. Lewis Publishers. Boca Raton. FL. 810pp
- Pastorino, G.; Darrigra, G.; Martín, S. y Lunaschi, L. 1993. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae), nuevo Bivalvo invasor en aguas del Río de la Plata. *Neotropica*, 39(101-102):34 La Plata.
- Sastry, A. N. 1979.- Pelecypoda (excluding Ostreidae) Pp. 113-292 in Giese, A. C. & Pearse, J. S. (eds.) *Reproduction of Marine Invertebrates*. Vol. 5. Molluscs: Pelecypoda and Lesser Classes. Academic Press: London.
- Wächter, K.; Dreher-Mansur, M. C. & Richter, T. 2001. *Ecological Studies* vol. 145. G. Bauer and K. Wächter (eds.) Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionida. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Zampatti, L. & Darrigran, G. 2001. Generación y Transferencia del Conocimiento. El inicio de un intercambio eficiente. In: La Construcción de un Puente Cultural y de Negocios entre la

Argentina y el Lejano Oriente. Fundación Dr. Chang Yung-Fa (ed). Evergreen Group. Buenos Aires.

Epígrafes de las figuras

Figura 1. Estrategias de desarrollo en bivalvos de agua dulce. 1, con larva planctónica que se metaforsea y se asienta en el sustrato (e.g. *Limnoperna fortunei*). 2, las cigotas se desarrollan en las cámaras branquiales hasta alcanzar el estado juvenil que es liberado del organismo paterno (e.g. Sphaeriidae, *Neocorbicula* sp., *Corbicula* sp.). 3, Larvas (gloquidio o lasidio) ectoparásitas de peces. G gloquidio; L1 lasidium; L2 lasidio luego de la formación de haustoria (e.g. Unionoidea o náyades nativas). Modificado de Wachtler *et al.*, 2001.

Figura 2. Larvas de náyades nativas de desarrollo parásito. A, esquema de larva gloquidio. Escala 100 µm . B, microfotografía de larva gloquidio (tomado de Wachtler *et al.*, 2001) escala 100 µm. C, esquema de larva lasidio (según Bonetto y Escurra, 1962), escala 25 µm; *la*: lóbulos anteriores, *vl*: valva larval, *lp*: lóbulos posteriores, *g*: ganchos, *c*: cilias, *oa*: órgano adhesivo, *el*: escotadura lateral, *hma*: hendidura media anterior, *sp*: saliente posterior, *lpf*: línea de plegamiento longitudinal. D, microfotografía de larva lasidio (tomada de Wachtler *et al.*, 2001). Escala 50 µm.

Figura 3. Sección sagital de la hemibranchia interna mostrando embriones incubados en los tubos de agua en estado avanzado de desarrollo. Escala 50 µm. (Tomado de Ituarte, 1994); *bf*: filamento branquial, *l*: larvas en avanzado estado de desarrollo, *mc*: células mucosas, *wt*: tubos de agua, *ij*: uniones interlamelares.

Figura 4. A, Detalle de una larva D de *Limnoperna fortunei* al microscopio óptico; B, Detalle de la larva umbonada de *Limnoperna fortunei* al Microscopio electrónico de barrido. Escala 150 µm. (A y B, tomadas de Escurra de Drago, *et al.*, ms.)

Figura 5. Densidad media del total de larvas de *Limnoperna fortunei* en Las Cañas, Río Uruguay (barras), durante los muestreos estudiados.

Figura 6. Densidad media de larvas D, veliger, umbonada e indeterminadas de *Limnoperna fortunei* en Las Cañas, Río Uruguay, durante los muestreos analizados.

Figura 1.

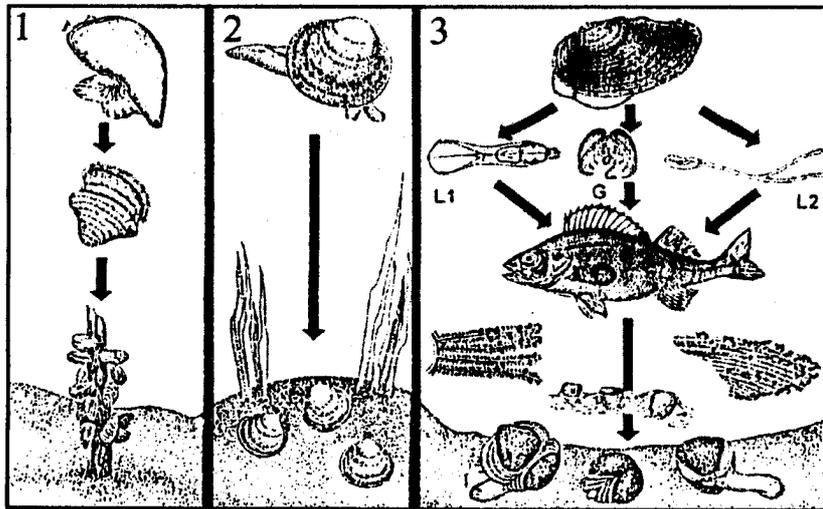


Figura 2.

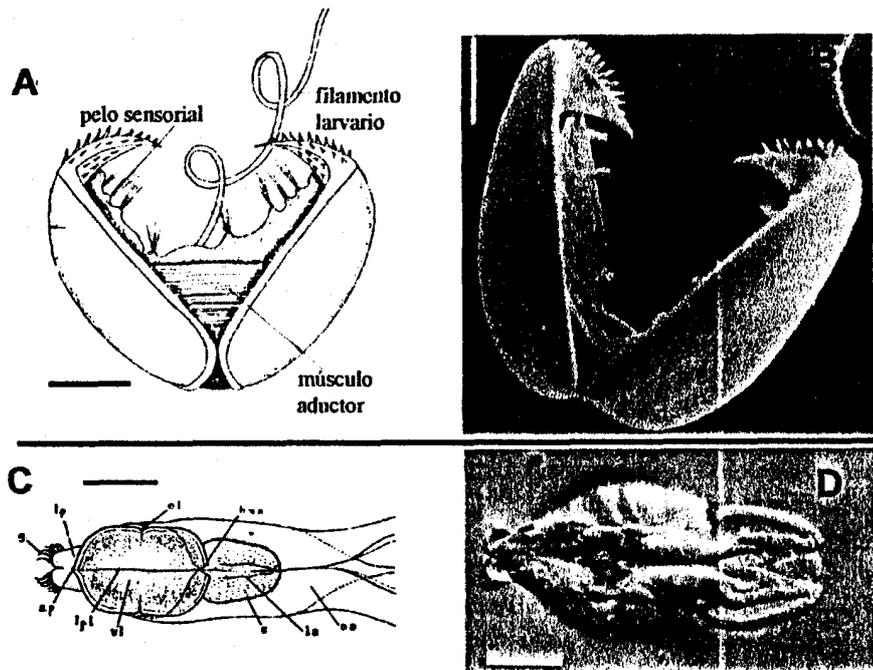


Figura 3.



Figura 4.

A

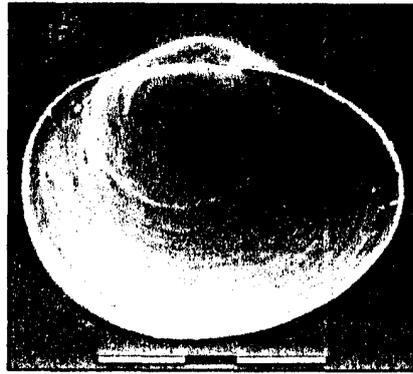


Figura 5.

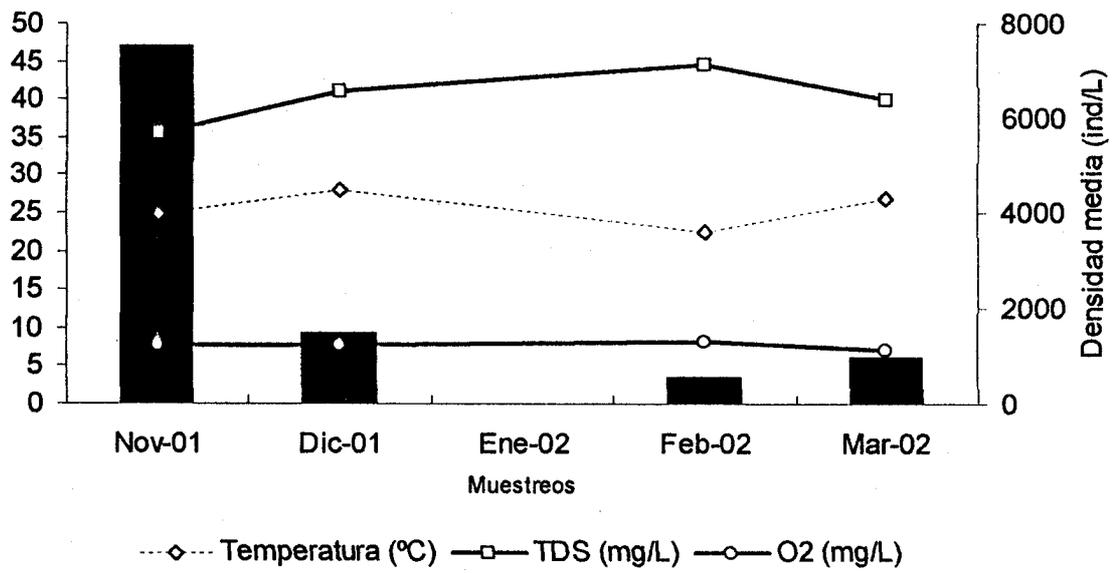


Figura 6.

